Am-M 577

Ueber

die Beziehungen der Sinnesorgane

zu

den Reflexbewegungen des Frosches.

I. Das Auge.

LIBRARY

Inaugural-Dissertation

der medicinischen Facultät

der

Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg

zur Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Ludo Merzbacher.

Bonn 1900.

Am-M 577

Ueber

die Beziehungen der Sinnesorgane

zu

den Reflexbewegungen des Frosches.

I. Das Auge.

Inaugural-Dissertation

der medicinischen Facultät

der

Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg

zur Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Ludo Merzbacher.

Bonn 1900.

HARVARD COLLEGE
JUN 7 1902
LIBRARY.
By Exchange

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
MAR 31 1982
HARVARD
UNIVERSITY

Gedruckt mit Genehmigung der medicinischen Facultät der Universität Strassburg.

Referent: **Prof. Dr. Goltz.**

I. Das Auge.

„Das Gehirn ist während des Lebens in stetiger Thätigkeit, und demgemäss strömen von ihm aus gleichsam fortwährend Erregungen hinab zu den Centren des Rückenmarkes.“ Diesen Satz schrieb Goltz[1]) im Jahre 1869. Um ihn weiter auszubauen, kann hinzugefügt werden: die Centren des Rückenmarkes selbst sind auch beständig in Thätigkeit, so lange sie äusseren Reizen ausgesetzt sind. Aus der Verbindung der einzelnen Rückenmarkscentren untereinander und mit den höheren Centren resultirt das, was wir die Lebensäusserungen eines Individuums nennen, und die uns objektiv als Bewegungen entgegentreten.

Diese Bewegungen erfolgen als die resultirende Summe von Thätigkeit aller von den Reizen angesprochenen Centren. Die Reize gehen durch die Sinnesorgane ein. Da beständig die Aussenwelt eine Summe von Reizen abgibt, so müssen die Sinnesorgane beständig in Thätigkeit sein; daraus folgt, dass durch dieselben den Centren fortwährend Erregungen zugeführt werden und ein hinzugefügter künstlicher Reiz auf Centren treffen muss, die unter dem Einfluss schon bestehender Reize stehen. Das Studium einer durch diesen Reiz erzeugten Bewegung führt zurück auf die Beobachtung der Wechselwirkung des neuen Reizes mit dem bereits vorhandenen natürlichen.

Je mehr Sinnesorgane dem Thiere entfernt werden, das heisst, je mehr die Verbindungen desselben mit der Aussenwelt aufgehoben

1) Goltz, Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869.

werden, desto mehr wird es dem Zustande der Reactionslosigkeit oder mit einem anderen Worte der Bewegungslosigkeit verfallen.

Macht man die Beobachtungen an niedrigen Thieren, so ist der Erfolg desto deutlicher, je elementarer die Lebensäusserungen des Thieres sind. Entferne ich einem Frosche den Gesichtssinn, den ich nächst der Sensibilität für die wichtigste Eingangspforte für Reize betrachte, so verändert sich das objective Verhalten desselben in ganz bedeutender Weise. Ich pflichte Fubini und Langendorff[1]) vollkommen bei, wenn sie den blinden Frosch mit dem grosshirnlosen vergleichen.

Von den sogenannten spontanen Bewegungen sieht man geringe Andeutungen: eine Masse, die nur durch die Bewegung der Nasenlöcher und der Bauchhaut äusserlich Leben anzeigt. Den Zustand könnte man am besten mit dem Ausdruck Schlafzustand bezeichnen. Bewegungsäusserungen fangen dann erst an, wenn ein Reiz von aussen einbricht. Berühre ich die Hinterpfote des Thieres, so schlägt es in eigenthümlicher Weise nach hinten aus, eine Vorderpfote wird nach einem tactilen Reize in schneller Bewegung unter die Brust gebracht, während die gleichen Reize beim sehenden Thiere meist gar keine Reaction oder gleich eine Ortsbewegung auslösen: es bedarf eines groben Reizes, um eine solche bei einem blinden Frosch zu Stande kommen zu lassen. Nicht nur sanftes Streichen der Nackenhaut, auch Zug an derselben rufen den Quakreflex hervor, eine Thatsache, die auch Langendorff (l. c.) auffiel; er ging aber dabei zu weit, wenn er behauptete, dass es nur der Verlust der Integrität der Optici sei, die diesen Reflex begünstige. Er hat durch diese Versuche nur bewiesen, dass der blinde, wie der grosshirnlose Frosch für diesen Reflex sehr leicht anzusprechen sei.

Es sind Bewegungen, die man gewöhnlich Reflexbewegungen nennt und die deutlich den Charakter der Abwehrbewegungen tragen. Als Reflexbewegung kann man schliesslich jede Bewegung, die ein Thier ausführt, auffassen. Da im Folgenden von derselben oft die Rede sein wird, so erscheint es nöthig, genauer den Begriff derselben zu präcisiren.

Principiell besteht kein Unterschied zwischen Reflexbewegung und anderen Bewegungen, die ein Thier bethätigt. „Jede Empfindung“

1) Langendorff, Die Beziehungen des Sehorgans zu den reflexhemmenden Mechanismen. Du Bois-Reymond's Arch. 1877.

sagt Wundt[1]), „hat, wenn sie von genügender Stärke ist und keine hemmenden Einwirkungen vorhanden sind, eine Muskelbewegung zur Folge. Man bezeichnet diese Bewegung als Reflexbewegung, weil bei ihr offenbar innerhalb der Centralorgane des Nervensystems eine Uebertragung des Nervenprocesses von Empfindung auf bewegungsleitende Nervenfasern und von diesen auf die zugehörigen Muskeln, also gleichsam ein Zurückwerfen, ein Reflex des Reizes, beobachtet wird."

Diese Definition charakterisirt das, was man gewöhnlich Reflexbewegung nennt, nicht. Die sogenannten willkürlichen Bewegungen, die durch Vorstellungen ausgelöst werden, zeigen denselben Mechanismus, nur ist uns die Reizursache versteckter. „Auch das Hirn", meint Schiff[2]), „erzeugt niemals spontane Thätigkeit, aber die Arten der Reize, die es erregen können, sind durch die Gegenwart der Sinnescentren viel mannigfaltiger geworden —" „sie treffen also", wenn man Worte Pflüger's[3]) ergänzend hinzufügen will, „auf einen vielfach complicirten Mechanismus und erzeugen deshalb eine vielfach complicirte Bewegung." Den Charakter der Zweckmässigkeit, den Wundt (l. c.) auch anführt, und der Zielstrebigkeit haben die anderen sogenannten spontanen Bewegungen auch oder vielmehr erst recht, da sie in Anschluss an Ueberlegungen und Vorstellungen oder begleitet von denselben erfolgen. Als Begleitungserscheinungen aber einer Bewegung können Ueberlegung und Vorstellung, da sie sich unserer Beobachtung entziehen, nicht als charakterisirendes Unterscheidungsmerkmal verwandt werden.

Der Unterschied, den ich aufstelle, ist ein rein äusserlicher: Eine unter denselben Bedingungen immer wiederkehrende Bewegung, beschränkt auf einzelne bestimmte Muskelgruppen, die abläuft, ohne das Verhältniss des Gesammtthieres zu seiner Umgebung besonders zu verändern, soll kurzweg Reflexbewegung genannt werden, nur, um sie anderen komplicirteren Bewegungen gegenüber zu stellen, bei denen ein grösserer Mechanismus in Anspruch genommen wird.

Nach Aufstellung dieser Definition können wir somit sagen:

---

1) W. Wundt, Vorlesungen über Menschen- und Thierseele. Hamburg und Leipzig 1892 S. 128.

2) M. Schiff, Lehrbuch der Physiologie S. 210. Lahr 1858—1859.

3) Pflüger, Die sensorischen Functionen des Rückenmarks S. 46. Berlin 1853.

Der blinde Frosch beantwortet meist kleinere Reize mit Reflexbewegungen, er zeigt eine gesteigerte Reflexthätigkeit.

Bei den vorangegangenen Betrachtungen über ein blindes Thier hatten wir ein Organ, das Auge, ausgeschlossen, um seine Wirkungsweise kennen zu lernen. Es gibt eine zweite Methode, um sich über den Einfluss eines Sinnesorganes auf den Gesammtorganismus klar zu werden, nämlich die Reizung des betreffenden Organs.

Wollen wir einen Organismus studiren, so müssen wir ihn vor Allem solchen Verhältnissen aussetzen, die seine freie Bethätigung am wenigsten beeinträchtigen, d. h. möglichst natürlichen Bedingungen. Wenn wir jetzt untersuchen wollen, welchen Einfluss die Sinnesorgane und in unserem speciellen Falle das Auge auf den Ablauf einfacher Bewegungen des Frosches ausübt, so handelt es sich um Beobachtungen, die sich auf das ganze Thier, das in seiner Integrität nicht gestört werden darf, beziehen. Den Gesammtorganismus wollen wir zum Gegenstand unserer Untersuchungen machen. Es sind mehr biologische Beobachtungen als physiologische Experimente, die uns fernerhin beschäftigen werden.

Prüfen wir von diesem Gesichtspunkte aus die bis jetzt angewandten Methoden, so entspricht keine derselben ganz unseren Bedürfnissen. Die meisten Untersucher, denen es lediglich um die Erforschung eines einzelnen Mechanismus zu thun war, stellten ein Nervenmuskelpräparat dar, das elektrischen, mechanischen oder chemischen Reizen ausgesetzt wurde. An solchen Präparaten waren nur die Beziehungen zwischen Reizgrösse, Rückenmarkscentrum und Bewegung zu studiren. Einen Ueberblick über den Zusammenhang der natürlichen Vorgänge im Centralnervensystem gestatteten sie nicht. Jene Bewegungen wollte ich zum Gegenstand meiner Untersuchung machen, die ein Frosch machen kann, nicht die, welche er im Laboratorium machen muss.

Um die störenden spontanen Bewegungen — so heisst es in den meisten Untersuchungen über Reflexbewegungen weiter — vom Hirne aus auszuschliessen, wird das Thier entweder decapitirt oder enthirnt oder curarisirt, oder die zu untersuchende Pfote wird exarticulirt. Jene Forscher endlich, welche das Thier ohne Weiteres aufhingen oder aufbanden, um es Reizen auszusetzen, konnten sich dem Einfluss einer grossen Fehlerquelle nicht entziehen. Die sogenannten spontanen Bewegungen schliesslich erweisen sich bei genauer Betrachtung als nichts anderes als die Reaction auf irgend einen peripheren

Reiz hin — mit der Vermeidung dieser Reize wird auch das Thier bewegungslos bleiben.

Unserer Auffassung noch am nächsten entspricht die Versuchsanordnung von Sanders-Ezn[1]). Ihm war es aufgefallen, dass die Lagerung des Thieres einen bedeutenden Einfluss auf den Ablauf der Bewegungen habe: „Ich halte es für nöthig, darauf aufmerksam zu machen, dass die Lage, welche der enthirnte Frosch bei den Reflexversuchen einnimmt, nicht in allen Fällen gleichgiltig ist," sagt er in Bezug auf diese Beobachtung. Um günstige Verhältnisse zu schaffen, befestigte er den Oberkörper des Frosches locker auf einem senkrechten Brettchen und liess die Beine frei herabhängen. An diesen sollten die Reflexbewegungen studirt werden, denn „kein Präparat eignet sich zu diesem Studium besser als die hinteren Froschextremitäten." Seiner Methode folgten im wesentlichen Türk, Langendorff, Freusberg, Schlösser etc. Auch für uns galt es, zunächst eine geeignete Lagerung des Thieres zu finden, ferner ein geeignetes Organ zu wählen, an dessen Bewegungen sich die Wechselbeziehung geeigneter künstlicher und natürlicher Reize beobachten liess. Wenn sich bei diesen Bemühungen auch wieder meine Aufmerksamkeit zunächst auf das Auge lenkte, so ging ich von der Erwägung aus, dass gerade vom Auge aus beim Frosche unter normalen Verhältnissen beständig eine Fülle von natürlichen Reizen ausgelöst wird und dass die künstlichen Reize, die man von diesem Sinnesorgan aus auf das Thier wirken lassen kann, im Grunde genommen ihrer Wirkung nach zu solchen werden, die gleich zu setzen sind denen, welche den Frosch auch im Freien treffen. Beständig wird dort auch ein Vorüberziehen von Gegenständen in wechselnder Beleuchtung und mit wechselnden Farben auf das Auge wirken, die Gegenstände sind nur gross oder klein, zappeln, fliegen etc., auf die Gegenstände selbst, da sie wahrscheinlich nicht begrifflich wirken, kommt es nicht an. Ich will damit sagen: die Reize, die ich auf das Auge wirken lasse, können dieses Organ nur zu natürlich gewohnten und geübten Funktionen veranlassen, sodass ich es also in meiner Gewalt habe, seinen normalen Einfluss bald zu verstärken, bald zu vermindern.

---

1) Sanders-Ezn, Vorarbeit für die Erforschung des Reflexmechanismus im Lendenmark des Frosches. Berichte über die Verhandlungen der kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig 1867 S. 3.

Der Einfluss dieses natürlichen Reizes auf irgend eine Bewegung sollte untersucht werden. Die Bewegung musste durch einen zweiten Reiz ausgelöst werden. Darin bestand die Hauptschwierigkeit der Untersuchungsmethode. Der Frosch sollte möglichst frei sein und trotzdem, wenn ich es wünschte, eine bestimmte Bewegung ausführen, die mir bekannt sein muss, da ich sie zu vergleichenden Messungen heranziehen will. Der Aufgabe wurde ich, indem ich so wenig als möglich die Freiheit des Thieres beschränkte, auf folgende Weise Herr.

Die Methodik.

Für eine bestimmte Reflexbewegung braucht nicht immer ein und dieselbe centripetale Bahn vorhanden sein. Es gibt Reflexe, die von der ganzen Peripherie her ausgelöst werden können. Anknüpfend an eine Bemerkung Walton's[1]), dass beim mit Strychnin vergifteten Frosche von jeglichem Empfindungsnerven aus jeder motorische Nerv in gleicher Art erregt werden kann, meint Exner[2]) auf Grund seiner Versuche, die uns später noch mehr beschäftigen werden, „dass diese Zusammengehörigkeit der verschiedenen Antheile des Centralnervensystems sich auch am nicht mit Strychnin vergifteten Thiere nachweisen lässt.“ —

Sanders-Ezn[3]), der glaubte, von jedem circumscripten Hautbezirke aus eine bestimmte Bewegung auslösen zu können und zu diesem Zwecke den Rücken und die Hinterpfoten des Frosches in 93 Bezirke eingetheilt hatte, kam zu dem Resultate, dass jede Stelle der Haut nicht bloss mit einer einzigen, sondern mit einer grossen Reihe von Muskelcombinationen in Verbindung stehe.

Schlösser[4]), der seinen Untersuchungen folgte, sagt aus: „Der Wechsel in den ausgelösten Bewegungen macht es in vielen Fällen geradezu unmöglich, den Erfolg einer Reizung mit Sicherheit voraus zu bestimmen.“ Auch Fick[5]) bemerkte öfters, wie durch

---

1) Walton, Ueber Reflexbwegungen des Strychninfrosches. Archiv für Anat. u. Physiol. 1882.

2) Sigm. Exner, Zur Kenntniss von der Wechselwirkung der Erregungen im Centralnervensystem. Pflüger's Arch. Bd. 28 S. 504. 1882.

3) l. c.

4) Schlösser, Untersuchung über die Hemmung von Reflexen. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1880.

5) Fick, Einige Bemerkungen über Reflexbewegungen. Pflüger's Arch. 1870.

elektrische Reizung der Haut bei gleicher Intensität, einmal eine Wischbewegung, ein anderes Mal nur eine einzelne Muskelcontraction zu Stande kam.

Um stets nur ein und dieselbe Bewegung auf einen Reiz hin erhalten zu können, suchte ich ein motorisches Centrum besonders erregbar zu gestalten, sodass sämmtliche Erregungen gerade von jenem Centrum aus beantwortet werden mussten; das Centrum also sollte für Reize praedisponirt werden. Die Praedisposition ist dann gegeben, wenn ein Centrum mit einem Körpertheil verbunden ist, der sich nicht im Zustand der Ruhe befindet und der desshalb beständig sein Centrum in schwacher Erregung erhält. Als Zustand der Ruhe fasse ich jenen Zustand auf, in dem dasjenige Verhältniss der Körpertheile zu einander bewahrt ist, das zeitlich das häufigste (gewöhnlichste) für das Individuum ist. In einem solchen Zustand gehen möglichst wenige Nervenerregungen durch das Nervensystem durch. Der Frosch, der breit auf seiner Unterlage sitzt, die vier Extremitäten an sich gezogen hält, während ihn aus seiner Umgebung möglichst wenige Reize treffen, befindet sich im Zustand relativer Ruhe. — Ziehe ich ihm behutsam eine Pfote hinweg, so wirke ich auf das Centrum ein, das der Bewegung jener Pfote vorsteht. Das langsame allmälige Abziehen ladet gewissermaassen dieses Centrum, ohne es zu entladen. Ist die Pfote weggezogen, so ist das Centrum für den Reiz praedisponirt, d. h. für kommende Reize, woher sie auch immer kommen mögen, empfänglich gemacht.

Thatsächlich ist es auch möglich, einem Frosche eine oder beide Hinterpfoten unter gewissen Vorsichtsmaassregeln abzuziehen. Zu diesem Zwecke lagert man am besten das Thier an den Rand eines Tisches, die Aftergegend dem Rande zu. Mit stumpfen Instrumenten oder am besten mit feuchten Fingern, um an der klebrigen Haut nicht hängen zu bleiben, bringt man dann die Pfoten durch leichten langsamen Zug an den Oberschenkeln in die Hängelage über den Rand des Tisches herunter. Lässt man auf solch ein Thier in dieser Lage irgend einen peripheren Reiz einwirken, so sieht man, wie je nach der Reizstärke bald nur die Zehen zucken, bald eine Flexion im Unterschenkel, bald eine im Oberschenkel zu stande kommt; bei stärkerem Reize endlich werden beide Pfoten an den Leib angezogen. Diese Reaction kann nicht nur durch Berührung einer beliebigen Hautstelle erzielt werden, sondern durch jeden peripheren Reiz. So genügen auch, um sie zu Stande kommen zu lassen, geringe Er-

schütterungen der Unterlage, auf der der Frosch ruht, mögen nun diese durch schwaches Beklopfen dieser Unterlage oder durch das Vorbeifahren eines Wagens auf der Strasse hervorgerufen werden. Die Thatsache, dass auch durch Reize, die das Auge des Thieres treffen, die nämlichen Bewegungen erzeugt werden, wird uns noch ausführlich zu beschäftigen haben.

Um diese Bewegung, die zweifellos als Reflexbewegung aufgefasst werden muss — kann man sie ja auch in gleicher Weise am grosshirnlosen Thiere auslösen —, auch messbar zu machen war es nothwendig, sie selbst sowohl als auch den auslösenden Reiz ihrer Grösse nach zu bestimmen.

Auf S. 9 in den Beiträgen zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches, beschreibt Goltz einen Versuch, wie er zur Erzeugung des Quakreflexes einen seidenen Faden um ein Nervenstämmchen der Rückenhaut legt und durch Dehnung desselben bald ein Quaken, bald einen „Schmerzensschrei", bald Fluchtversuche hervorrufen konnte. Diese Anordnung brachte mich auf den Gedanken, durch Zug an der Nackenhaut selbst einen mechanischen Reiz auszuüben. Zu diesem Zwecke wird ein dünner Faden rechts und links in der Höhe der Trommelfelle an der Haut festgeknüpft. Man hebt in der Linie, die gleich einer Naht vom Kopfe des Thieres bis zur Kreuzgegend rechts und links über den Rücken an den Trommelfellen vorbeizieht, je eine Falte auf beiden Seiten empor, sticht mit einer Nadel beiderseits den Faden hindurch und knüpft ihn locker. Auf diese Weise entsteht eine freie Fadenschlinge. In diese Schlinge (*s*) wird ein Häkchen befestigt, das an ein Pferdehaar (*pf*)[1]) geknüpft ist. Das Pferdehaar läuft über eine zwischen Spitzen laufende Rolle (*r*), die an einem verschiebbaren Stativ angebracht ist. Am entgegengesetzten Ende des Pferdehaares hängt eine kleine Schale (*sch*) zur Aufnahme von Gewichten, welche aus kleiner Höhe auf sie fallen sollen.

Die Schale ist aus Aluminiumblech, bei einem Gewichte von 3 g hat sie eine Länge von 7,5 cm. Oben ist sie 1 cm breit, unten 2 cm. An beiden Enden ist sie rechtwinklig abgebogen. Die Gewichte werden nicht direct auf diese Schale gebracht, sondern sie wirken auf das untere rechtwinklig abgebogene Ende durch Vermittlung eines darüber sich drehenden zweiarmigen Hebels (*h*). Der

1) Ein Pferdehaar wurde genommen, um die lästige Torsion zu vermindern.

Hebel trägt nämlich an dem über dem Aluminiumstreifen liegenden Ende ein kleines Schälchen (*gs*), an dessen unterer Seite eine kurze Spitze (*sp*) angelöthet ist. In dieses Schälchen werden die Gewichte gelegt. Um den Hebel mit dem Uebergewichte festzuhalten, wird er an dem dem Schälchen entgegengesetzten Ende von einem Sperrzahn (*spz*) überragt. Der Sperrzahn ist durch eine Spiralfeder in seiner Lage fixirt. Beim Schlusse eines galvanischen Stromes wird der Sperrzahn durch den Elektromagneten (*M*) abgezogen. Sobald der Sperrzahn den Hebel nicht mehr festhält, kippt der Hebel auf der durch das Gewicht beschwerten Seite nach unten, trifft das

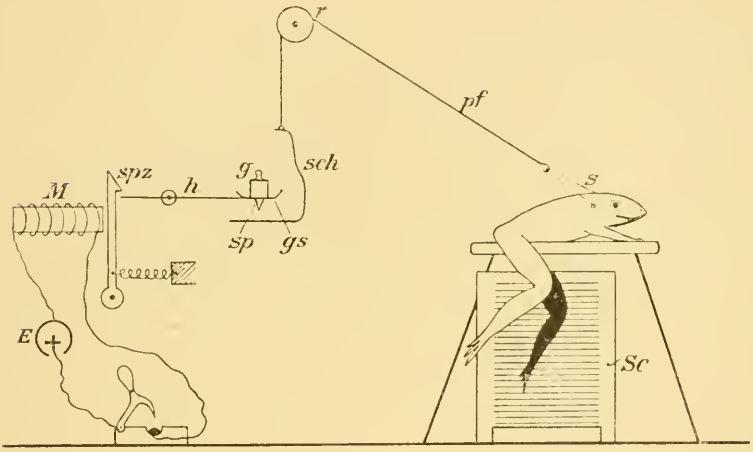

Fig. 1.

Aluminiumblech und zieht an dem Pferdehaar und somit an der Haut des Frosches. Die Grössen des Reizes können sehr fein durch die auf den Hebel aufgelegten Gewichte abgestuft werden. Ich benutzte Gewichte in Scheibenform von 0,2; 0,5; 1,0; 1,5; 2,0; 3,0; 4,0 und 5,0 g.

Die beigefügte schematische Zeichnung gibt eine Uebersicht über diese Anordnung.

Wie bereits früher erwähnt, hatte es Schwierigkeiten, den Frosch selbst zu befestigen. Es geschah auf folgende Weise: Auf einem kleinen Klotz, in Form einer abgestumpften vierseitigen Pyramide, wird ein Brettchen horizontal befestigt, das nach vorn zu (im Sinne des darauf befindlichen Frosches) viereckig nach hinten zugespitzt ist, die abgerundeten Ränder überragen um je 2 cm den Klotz, damit die abgezogenen Beine des zu befestigenden Thieres frei ins

Leere herabhängen. Der Frosch wird nämlich auf den Klotz so gesetzt, dass er auf demselben reitet, d. h. die Hinterbeine rechts und links über das spitzige Ende zu liegen kommen. Nachdem auf diese Weise die Hinterbeine vom Körper abgezogen worden sind, wird schnell ein Drahtgeflecht über den Frosch gestülpt, das ihn, möglichst locker anliegend, in der Lage fixirt. Nirgends darf es zu fest den Körper drücken, weil dadurch ganz uncontrolirbare Reize entstehen würden. Es ist desshalb nothwendig, für verschieden grosse Frösche Drahtkörbe in verschiedener Grösse zur Verfügung zu haben. Dort, wo die abducirten im Hüftgelenk leicht gebeugten Hinterbeine des Frosches sich befinden, sind in dem Drahtkörbchen zwei längliche nach hinten zu convergirende Ausschnitte angebracht, durch welche die Beine nach aussen gelangen, ohne gedrückt oder gezerrt zu werden. Durch diese Vorrichtung ist der Frosch, ohne gebunden zu sein, fixirt: will er die Beine ganz an den Körper anziehen, so stösst er mit den Oberschenkeln gegen das Drahtgeflecht und bald sinken sie wieder zurück in ihre ursprüngliche Lage; nach vorn kann er nicht kriechen, da ihm der feste Stützpunkt fehlt, um sich dagegen anzustemmen. Meist sitzt das Thier nach einigen Bewegungen ganz still mit mehr oder minder im Hüft- und Kniegelenk gebeugten, im Fussgelenk gestreckten Beinen. Am oberen Theile, dem Dache, des Drahtgitters befindet sich eine längliche 1—1 ½ cm breite Oeffnung, durch die der an den beiden Hautfalten des Frosches befestigte Faden durchgezogen und mit dem Häkchen am Ende des Pferdehaares in Verbindung gesetzt wird.

Um die Grösse der Bewegungen der herabhängenden Pfote zu messen, war die graphische Methode nicht angebracht, weil die Verbindung der Pfote mit einem Schreibhebel oder dergleichen zu grosse Reize setzte und die Trägheit des Hebels sowie die Reibung desselben auf der Schreibfläche zu grosse Fehlerquellen abgaben. Hinzu kommt die sehr verschiedenartige — d. h. in verschiedenen Muskelgruppen vor sich gehende — und häufig sehr bedeutende Grösse der Bewegungen, durch welche allein schon eine einfache Registrirung unmöglich gemacht wurde.

Ich wandte desshalb dazu eine Methode an, die ich die Schattenprojectionsmethode nennen möchte. Vermittelst einer Gasflamme wird der Schatten der herabhängenden Pfote auf einen neben dem Klotze stehenden Schirm projicirt, der eine Scala (*Sc*) trägt. Stellt man das Licht so ein, dass der Schatten der längsten Zehe des

Thieres scharf erscheint, so kann man bei einiger Uebung bis auf 1 mm Genauigkeit die Bewegungen des Schattenbildes bei den verschiedenen Contractionszuständen im Beine ablesen[1]).

Es genügt, nur eines der beiden herabhängenden Beine zu beobachten. Die Bewegungen auf beiden Seiten waren gleich gross, da ja der Zug durch die symmetrische Befestigung des Fadens beiderseits in gleicher Stärke angreifen musste.

Der Apparat ist nicht so complicirt, wie er in der Schilderung wohl erscheinen möchte, ist er doch ohne die Hülfe des Mechanikers aufzubauen. Seine Handhabung erfordert nur etwas Uebung, ist sonst aber einfach.

So ist es mir geglückt, nach langen Bemühungen eine brauchbare Methode zu schaffen, welche bei den eigenartigen Erfordernissen meine Untersuchungen zum Ziele führte: Sie gestattet genau abgestufte nicht zerstörende mechanische Reize von der Haut anzuwenden und stets in gleicher Weise zu wiederholen.

Die Reize müssen mit bestimmten messbaren Bewegungen beantwortet werden von Thieren, die sich unter möglichst normalen Verhältnissen äussern, und an denen die Experimente lang ausgedehnt werden können. Es wäre überflüssig, wollte ich die Vortheile der mechanischen Reizung anderen Reizungsmethoden gegenüber erwähnen, einen warmen Fürsprecher fand sie ja bereits in Tigerstedt[2]). Auch die Reizung von der Haut aus bietet manche Vortheile, wie sie bereits von vielen Autoren, so besonders von Volkmann[3]), Fick[4]), Rosenthal[5]), Stirling[6]), Wundt[7]) hervorgehoben wurden; letzterer fand die Haut „bedeutend empfindlicher als die Stämme und Zweige der sensiblen Nerven, und dass sie in der Regel sogar empfindlicher sei als die sensiblen Nervenwurzeln.“ Andererseits hob er und Stirling den unregelmässigen Erfolg der

1) Wie ich ausgemessen habe, tritt nur eine ganz geringe Vergrösserung des Schattenbildes in seinen verschiedenen Phasen ein, so dass die abgelesenen Werthe fast ganz den wirklichen Grössen entsprechen.

2) R. Tigerstedt, Studium über mechanische Nervenreizungen. Helsingfors 1880.

3) Volkmann, Müller's Archiv 1883.

4) Fick, Pflüger's Arch. 1873.

5) Rosenthal, Biologisches Centralblatt 1884/1885.

6) Stirling, Berichte der kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften zu Leipzig. 1874.

7) Wundt, Untersuchungen zur Mechanik der Nerven. Stuttgart 1876.

momentanen Hautreizung hervor, indem er annehmen zu dürfen glaubte, dass die Endigungen der Hautnerven mehr oder minder bleibende Veränderungen erfahren, welche auf die Wirkung der später eintretenden Reize von Einfluss sind. Die Unregelmässigkeiten, die ich auch ab und zu an meinen Tabellen wahrgenommen habe, sind vielleicht auch mit auf diese Erscheinungen zurückzuführen.

Die Versuchsreihen.

Bevor wir zur Beschreibung der mit dieser Anordnung ausgeführten Versuche kommen, mögen kurz die Vorbereitungen zu einem solchen beschrieben werden.

Ein kräftiger, gut genährter Frosch, dem Tags zuvor oder mindestens einige Stunden vorher der Faden in der oben beschriebenen Weise festgeknüpft wurde, wird rittlings auf den Klotz gesetzt, über ihm das Drahtgitter durch zwei Drähte befestigt; durch den Spalt desselben wird die Fadenschlinge gezogen und mit dem Häkchen des Pferdehaares in Verbindung gesetzt. Die Entfernung zwischen dem Sporn der Gewichtsschaale und dem Aluminiumblech muss, da sie die Fallhöhe darstellt, constant erhalten bleiben, was durch Verschieben des Klotzes leicht erreicht werden kann. Damit der Faden keine Reibung am Gitter findet, wird der Klotz durch eine keilförmige Unterlage schief gestellt, so dass das spitzige Ende mit den Hinterpfoten nach hinten (dem die Rolle tragenden Stativ zu) und tiefer zu stehen kommt. Der Zug wirkt also schief nach hinten und oben. Der Frosch kann nicht nach hinten rutschen, da zwischen die abducirten Beine eine Nadel in die Unterlage gesteckt wird, so dass sie unmittelbar hinter dem After sich befindet. Auf die Schaale wird das Gewicht gelegt; der Hebel ist durch den Sperrzahn gestellt.

Die ersten Versuche zielten dahin ab, an ein und demselben Individuum die Wirkung verschieden grosser Reize zu bestimmen.

Anbei einige Tabellen.

Die Zahlen links bedeuten die in Gramm ausgedrückten Gewichte als die die Bewegung der herabhängenden Pfote auslösenden Reizgrössen, die Zahlen rechts die Grösse der ausgelösten Bewegung, einmal, wie sie auf dem Schirm abgelesen wurde[1]) (die Einer geben

1) Die Angabe der Einstellung des Schattens auf der Scala bei Beginn der Reizung wurde absichtlich wiedergegeben, da der Contractionszustand der Pfote

die Centimeter, die Decimalstellen die Millimeter an), dann in Millimetern ausgedrückt.

Gewicht in Gramm	Stellungen auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern
XII. Kleiner Frosch. 10. Januar.		
0,2	4,8—4,9	1
0,5	4,8—5	2
1	4,8—5,2	4
1,5	4,8—5,2	4
2	4,8—7	22
3	4,8—9	42
4	4,8—9,6	48
5	0,8 bis maxim. über	52
XV. Mittelgrosser Frosch.		
0,2	5 —5,1	1
0,5	5 —5,2	2
1	5 —6,8	18
2	5 —7,2	22
3	4,6—7	24
4	5,4—8,8	34
5	5,4—8,8	34
XXI. Grosser Frosch. 14. Januar.		
5	2,8 bis maxim. über	72
4	3,4—9,2	58
3	2,8—7	42
2	2,8—6,2	34
1	2,8—4.8	20
0,5	2,8—3,3	5
0,2	2,8—2,9	1
XCIV. Frosch ohne Grosshirn und lobi optici, operirt am 22. Dec. Versuch am 4. Februar.		
0,2	4,6— 4,8	2
0,5	4,6— 5,2	4
1	4,6— 6	14
1,5	4,6— 8,8	42
2	4,6— 9	44
3	4,6—10	54
4	4,6—10	54
5	4,6—10	54

bei jeder neuen Reizung annähernd gleich sein soll und gewöhnlich auch ist. Unter gewissen Bedingungen ändert sich der Tonus der Pfote (denn als solcher ist der Contractionszustand aufzufassen) worauf an geeigneter Stelle aufmerksam gemacht werden soll.

Gewicht in Gramm	Stellungen auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern
XI. Mittelgrosser Frosch. 14. Januar		
0.2	5,2—5,5	3
0,5	5,2—5,6	3
1	5,2—6,2	10
1,5	5,2—6,8	16
2	4,8—7	22
3	4,8—7,2	24
4	4,8—7,2	24
5	4,8 bis maxim.	über 52

Aus diesen Tabellen geht deutlich hervor, dass mit der Steigerung des Reizes eine Steigerung der Bewegung zu Stande kommt. Die Steigerung ist proportional der Steigerung des Reizes und zwar scheint auch hier das Gesetz sich zu bewähren, das Hermann in den Untersuchungen über die Abhängigkeit der Muskelzuckungen von der Intensität der Reize aufstellte und das dahin lautet: „Bei gleichmässig zunehmenden Reizgrössen wachsen die Energien zuerst schnell und dann immer langsamer und erreichen bald ein Maximum.“ (Arch. f. Anat. u. Phys. Bd. 61.)

Folgende Zusammenstellungen sollen den Erfolg fortgesetzter gleichgrosser Reizungen veranschaulichen:

Gewicht in Gramm	Stellungen auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern
VI. Mittelgrosser Frosch. 10. Januar.		
3	5,8—9	32
—	5,8—7,2	14
—	5,8—7	12
Pause ½ Minute.		
—	5,8—9	32
—	5,8—7,2	14
—	5,8—7	12
Pause ½ Minute.		
—	5,8—7,4	16
—	5,8—7,4	16
—	5,8—6,8	10
Pause 2 Minuten, unterdessen hat sich das Thier lebhaft bewegt.		
—	—	2
—	—	2
—	—	2
Pause 1 Minute.		

Gewicht in Gramm	Stellungen auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern
—	6—7	10
—	6—7	10
—	6—6,4	4
	Pause 3 Minuten.	
—	—	4
—	—	4
—	—	4
	Pause 5 Minuten.	
—	—	4
—	—	4
—	—	4

An demselben Thiere:

0,5	—	2 mm. Die Reaction tritt fünf Mal ein, fehlt das sechste Mal, erscheint das siebente Mal und bleibt dann aus. Pause 1/2 Minute.
0,5	—	2 mm, zwei Mal wirksam. Pause 1/2 Minute.
0,5	—	1 mm, drei Mal wirksam. Pause 1 Minute.
0,5	—	nicht mehr wirksam.
3	5,2—7	18 mm.

Gewicht in Gramm	Stellungen auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern
	XXXV. Mittelgrosser Frosch.	
5	4,6—7,2	26
5	4,6—5,2	6
	Kleine Pause.	
—	4,6—7	24
3	5 —5,2	2
5	5 —9	40
—	4,8—9,2	40
—	4,8—9	42
—	4,8—9	42
—	4,8—7	22
—	4,8—6,2	14
2	4,8—5,2	4
—	4,8—5,1	3
—	4,8—5	2
—	4,8—5	2
—	4,8—5	2
—	4,8—5	2
—	4,8—5	2

Gewicht in Gramm	Stellungen auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern
	XCN a. Grosshirnloser Frosch.	
1	4,6—7,2	26
1	4,6—6,2	16
1	4,6—7	24
1	4,6—7	24
1	4,6—6	14
1	4,6—5,2	6

bei ungefähr 20 Reizungen immer die nämliche Reaction.

Die Schlüsse, die bis jetzt aus den mitgetheilten Tabellen abgeleitet werden können, lassen sich auf folgende Weise formuliren:

1. kleinere Reize hören früher auf, wirksam zu sein als grössere,

2. die Reaction sinkt schnell von ihrer Höhe auf ein mittleres Niveau, auf dem sie lange stehen bleibt, bevor sie ganz sistirt, um dann

3. nach verhältnissmässig kurzer Pause (d. h. wenn keine Reize inzwischen gesetzt werden) das mittlere Niveau wieder zu erreichen.

Nähere Betrachtung über Ermüdung, Erholung, Bahnung, Summation bei dieser Reizungsmethode fallen nicht in den Plan dieser Arbeit, die weiteren Gesichtspunkten dienen will. Es wäre ja vor Allem zu prüfen, inwieweit das Centrum im Rückenmark an und für sich an Erregbarkeit einbüsst. Wie bereits oben dargelegt wurde, stellen wir uns vor, dass der ertheilte Reiz dadurch das zu erregende Centrum angreifen kann, weil es durch die in ungewohnte Lage gebrachte Pfote zugänglich gemacht worden ist. Wenn aber nun die Pfote längere Zeit die abnorme Lage innehält, hört sie eben auf, erregend zu wirken, da nach einem allgemeinen Gesetze ein Reiz aufhört, ein solcher zu sein, wenn er fortgesetzt gleichartig auf ein Organ einwirkt; zum Begriffe des Reizes gehört eben die Veränderlichkeit [1]).

2. Versuchsreihe.

Reizung vom Auge aus.

Das Thier wird in gewohnter Weise auf den Klotz mit dem Kopfe der Lichtquelle zu (Fenster) gesetzt. An einem langen Stabe

1) Wir sind aus diesen Erwägungen heraus absichtlich mit den Begriffen Ermüdung und Erholung sehr vorsichtig, da es schwer zu beurtheilen ist, welche Rolle der Gewöhnung an einen Reiz zuzuschreiben ist.

wurde ein mit farbigem Papier beklebter Pappschirm angebracht und vor dem Thiere hin und her bewegt. Dabei ergibt sich folgendes:

1. Bewegt man einen farbigen Schirm an den Augen des Frosches vorbei oder nähert man sich ihm mit der Hand oder dem Gesichte, so tritt eine sehr deutliche Bewegung in den abducirten Hinterpfoten ein, die sich von geringen Zuckungen in den Zehen der Pfote an bis zu schnellem gänzlichen Anziehen der Pfote an den Körper äussert.

2. Der Reiz büsst sehr schnell an Wirksamkeit ein, wie folgende Zahlen beweisen:

Reiz	Stellungen auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern
XVII. Mittelgrosser Frosch.		
Schirm	5,0—9,0	40
„	—	3
„	—	3
„	—	3
„	—	3
„	—	1
„	—	1
„	—	—
XVIII. Mittelgrosser Frosch.		
Schirm	5—9,5	45
„	5—9	40
„	5—9	40
„	5—5,4	4
„	5—5,4	4
„	5—5,2	2
„	—	—
Pause 2 Minuten.		
Schirm	5—8,8	38
„	5—5,6	6
„	5—5,6	6
„	5—5,4	4
„	5—5,2	2
„	—	—
XVII. Grosser Frosch. 17. Januar		
Schirm	2,4—3,8	14
„	2,4—2,8	4
„	2,4—2,8	4
„	—	—

Reiz	Stellungen auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern
XXXIV. Grosser Frosch normal. 20. Januar.		
Schirm	1,4—9	76
„	1,4—7	56
„	1,4—3	16
„	kleine Zuckung	kleine Zuckung
„	„ „	„ „
„	„ „	„ „
„	„ „	„ „
„	„ „	„ „
„	—	—
„	kleine Zuckung	kleine Zuckung
„	„ „	„ „
„	—	—
„	—	—

3. Der Schirm muss eine Zeit lang auf die Retina wirken können, schnelles Vorüberbewegen ist unwirksam;

4. die Reaction ist am wirksamsten, wenn die Annäherung des Schirmes von hinten her erfolgt parallel zur Körperlängsachse des Thieres. Dabei kommt es auf die Kopfhaltung des Thieres an: die Längsachse des Kopfes muss in der Verlängerung der Längsachse des Rückens liegen — Annäherung von vorn ist gar nicht oder nur wenig wirksam [1]);

5. bei Annäherung von einer Seite wird das der betreffenden Seite zugehörige Bein stärker und früher bewegt als das entgegengesetzte;

6. die Bewegung ist auch dann noch auszulösen, wenn mechanische Reize bereits unwirksam sind (Beispiele in der nächsten Versuchsreihe).

Erscheinungen, die analog den geschilderten gedeutet werden können, hat bereits Bethe [2]) am Carcinus Maenas beobachtet. Ich gebe sie wörtlich wieder.

Auf S. 45 schreibt er: „Bewegt man einen dunklen Gegenstand über das Wasser hin, so tritt selten eine Einziehung der Augen ein, immer aber Einziehung der ersten Antennen. Nähert man den Gegenstand von der Seite her, so dass die Zustandsänderung hauptsächlich

1) Daraus könnte man den Schluss ziehen, dass das Gesichtsfeld des Thieres nach hinten zu am ausgedehntesten ist; es wäre dies eine zweckmässige Einrichtung, die das Thier befähigen würde, seinen Körper zu „übersehen".

2) A. Bethe, Das Nervensystem von Carcinus maenas. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 50.

nur das eine Auge betrifft, so wird meist nur die erste Antenne dieser Seite eingezogen." Wir finden hier die vollkommene Analogie mit den Resultaten, die ich am Frosche erhielt.

Bethe fand noch zwei weitere Bewegungserscheinungen vom Auge aus, die eine nannte er den Aufbäumungsreflex, die andere den Fluchtreflex.

Bei Annäherung eines Gegenstandes nämlich, der beide Augen gleichmässig treffen musste, sah er, wie das Thier die Antennen und das erste Beinpaar erhob; entweder blieb es dann in dieser Stellung, oder es machte eine Ortsbewegung, die es vom reizenden Gegenstande entfernte.

Von besonderem Interesse sind die Beobachtungen bei Reizungen oder bei Blendung nur der einen Seite. Aus den Versuchen, deren genauere Wiedergabe uns zu weit führen würde, geht mit seltener Klarheit die Anpassung der Reflexe an die Selbsterhaltung des Individuums, d. h. in anderen Worten ihre Zweckmässigkeit, hervor. Mehr als alle Speculationen können solche biologische Beobachtungen der Erkenntniss dienen. Sie geben einen Einblick in die Vorgänge, so wie sie in der Natur sich abspielen, ohne der Beihülfe complicirter Maschinen und Anordnungen zu bedürfen. Sie zeigen uns den Weg zum Verständniss der complicirten Leistungen auch höherer Organismen.

Sie lehren uns, wie eine Handlung eines Thieres, die, wie das Fliehen und Vermeiden von Gefahren, höhere psychische, auf Analogie basirende Voraussetzungen zu fordern scheint, auch ohne diese Voraussetzungen erklärt werden kann, wenn wir das Werden und Entstehen solcher Handlungen gradatim, ich möchte sagen phylogenetisch verfolgen können. Die Zweckmässigkeit auf der Basis eines angeborenen Mechanismus wird uns dann verständlich gemacht, auch ohne bewusste Thätigkeit annehmen zu brauchen.

Zu demselben Schlusse kam Bethe (l. c.) auf Grund seiner ausgedehnten Beobachtungen und formulirte ihn mit folgenden Worten: „Solange sich aber ein Weg zeigt, die Lebenserscheinungen eines Thieres ohne Zuhülfenahme von psychischen Eigenschaften rein reflectorisch zu erklären, soll man, nach meiner Meinung, auch davon absehen, ihnen diese Eigenschaften zuzuschreiben. In der That ist es möglich, noch complicirte Erscheinungen als reine Reflexvorgänge zu deuten, Erscheinungen, bei denen die Anthropomorphisten es

über jeden Zweifel erhaben finden, dass Bewusstseinsvorgänge zu Grunde liegen."

Sowohl die drei angeführten Bewegungen, die Bethe am Carcinus Maenas beobachtete, als das von mir beschriebene Anziehen des herabhängenden Beines beim Frosche sind Reflexbewegungen und zwar Fluchtbewegungen selbst oder solche, welche dieselben einleiten und den Anfang zu denselben bilden. Dass wir es thatsächlich mit einer Reflexbewegung dabei zu thun haben, dafür sollen sowohl die zuerst erwähnten Versuche wie auch die zuletzt geschilderten Beobachtungen selbst sprechen.

Fassen wir zusammen: die in Rede stehende Bewegung ist von überall her auszulösen, sie ist den allgemeinen Gesetzen der Reflexbewegungen, wie sie namentlich von Pflüger aufgestellt, von Rosenthal, Wundt und andern Autoren weiter ausgebildet wurden, unterworfen. Dass sie ferner der Anfang zu einer Fluchtbewegung ist, kann, abgesehen von ihrer Natur — ein starkes Anziehen der Pfote an den Leib muss jedem Sprunge vorangehen —, auch aus folgendem Versuche entnommen werden. Reizt man einen Frosch, dessen Pfote in oben geschilderter Weise in die Hängelage gebracht wurde, der aber im Uebrigen sich frei bewegen kann, ein Mal schwach und ein anderes Mal stärker, so wird man im ersten Fall ein blosses Zucken oder Anziehen der Pfote und im zweiten Falle ein Wegspringen wahrnehmen. Betrachten wir das Anziehen der herabhängenden Pfote als eine beginnende Fluchtbewegung, so kommen wir auch gleichzeitig zum Verständniss der mitgetheilten Erscheinung, dass die Pfote auf der Seite des gereizten Auges stärker bewegt wird als die andere. Wäre das Thier in voller Freiheit, so müsste nämlich eine energischere Bewegung auf der einen Seite in ihrer Wirkung auch ein stärkeres Abstossen nach der anderen Seite hin, somit das zur Folge haben, was wir ein Fliehen von dem reizenden Objecte weg nennen würden.

Somit kommen wir zu dem Schlusse, dass wir vom Auge aus eine Reflexbewegung hervorrufen können. Da diese Reflexbewegung aber eine beginnende Fluchtbewegung ist, so sehen wir, dass wir auch ohne Zuhülfenahme des Begriffes „Bewusstsein", sogar bei einem Wirbelthier, jene Handlung, die wir aus anthropomorphistischen Erwägungen heraus „Fliehen" nennen, uns rein reflectorisch erklären können. Es ist also nicht nöthig, mit Schiff (l. c.) und Goltz (l. c.) dem Thiere bei Reizung der Retina die Vorstellung eines Feindes zu

vindiciren, eine Vorstellung, die erst den Muskelapparat in Thätigkeit setzen soll. An anderer Stelle sagt übrigens Schiff (l. c. S. 209): „Die Fluchtbewegungen des Menschen und vieler Thiere sind Reflexe, deren erregender Reiz nicht einfacher Schmerz, sondern eine allerdings durch die schmerzende Erregung erst veranlasste, sehr gemischte Empfindung ist, in welche die sogenannte Raumvorstellung als integrirendes Moment mit eingeht.“ Mit der allgemeinen heutigen Anschauung vom Begriffe Reflex harmonirt diese Auffassung nicht, oder sie ist vielleicht ein Beweis mehr, wie dehnbar jener Begriff ist.

Ich weiss wohl, um einem berechtigten Einwande zu begegnen, dass ein und dieselbe Bewegung ein Mal ohne Bewusstsein als reiner Reflex, das andere Mal mit Bewusstsein, vielleicht, weil der ursprüngliche Reflexact als zweckmässig erkannt wurde, zur Ausführung kommen kann; ich glaube aber, dass gerade in unserem speciellen Falle die in Betracht kommende Bewegung nur als reflectorische gedeutet werden kann, denn ich könnte mir nicht erklären, warum eine Bewegung, die eine beabsichtigte ist, manchmal nur wenig angedeutet, manchmal nur halb ausgeführt, manchmal ganz zu Stande kommt. Ich will damit sagen: wenn der Frosch die Pfote anzieht, weil er fliehen will oder einen Feind vermuthet, warum zuckt er manchmal nur mit einer Zehe, warum bewegt er manchmal nur den Fuss, ein anderes Mal aber Fuss und Unterschenkel? Sobald man aber die Bewegung als Reflexbewegung auffasst, so versteht man auch den Wechsel in der Grösse der Bewegung: die Grösse einer reflectorischen Bewegung ist eben proportional dem diese Bewegung auslösenden Reize, ein Gesetz, das wir nach den Ergebnissen der ersten Versuchsanordnung zu formuliren berechtigt waren.

Es lag nahe, nachdem eine so auffällige Reaction auf einen optischen Reiz hin gefunden worden war, zu prüfen, wie der Frosch sich verschiedenen Farben gegenüber verhalte. Bei Gelegenheit anderer Untersuchungen hatte ich gefunden — übereinstimmend mit den Versuchen Graber's[1]) —, dass der Frosch die rothe Farbe der blauen, die dunkle (schwarze) wieder der hellen (rothen) vorziehe.

Es soll nun ganz in Kürze die Anordnung der Versuche und ihre Resultate mitgetheilt werden. Ich hatte einen grossen hölzernen Behälter aufgestellt, der mit einer Glasplatte bedeckt wurde, an der Seitenwand desselben war eine Oeffnung angebracht, welche getheilt

1) Sitzungsber. der k. k. Akademie der Wissenschaft zu Wien 1883.

war und einerseits den Zugang zu einem kleinen schwarzen bezw. blauen und andererseits den Zugang zu einem rothen Behälter gestattete. Der rothe Behälter war eine kleine längliche Pappschachtel, die mit rothem Papier ausgekleidet und mit einem rothen Glase bedeckt blieb; der blaue war in analoger Weise blau ausgestattet; der schwarze wurde dargestellt von einer überall mit geschwärzten Wänden ausgestatteten länglichen Schachtel ohne Glasdeckel.

Die Versuche fanden meist bei diffusem Tageslicht im Keller des physiologischen Institutes statt; ab und zu im grellen Sonnenlichte. In diesem Falle hatte ich, um die Wärmewirkung möglichst gleich zu machen, auch die schwarzen Behälter mit einer Glasplatte bedeckt und diese durch Ueberkleben mit schwarzem Papier dann undurchsichtig gemacht.

Das Ergebniss der Versuche ist kurz folgendes:

Beim ersten Versuche, in dem die Thiere die Wahl hatten zwischen einem schwarzen und einem rothen Zufluchtsort, fand man

von 100[1]) Fröschen im

grossen Kasten	rothen	schwarzen
—	19	81,

von 100 blinden Fröschen im

grossen Kasten	rothen	schwarzen
46	21	33.

Bei der zweiten Versuchsanordnung, in der mehr mit qualitativen als mit quantitativen Lichteffecten geprüft werden sollte, fanden sich

von 100 Fröschen im

grossen Kasten	rothen	blauen
2	61	37,

von 100 blinden Fröschen im

grossen Kasten	rothen	blauen
51	37	12.

Aus den angeführten Zahlen geht ohne Weiteres hervor:

1) der normale Frosch flüchtet sich aus dem grossen hellen Kasten und bevorzugt den dunklen vor dem hellen, den rothen vor dem blauen Zufluchtsort;

1) Ich gebe hier nur die Zahlen an, wie sie sich ergeben, wenn man die Anzahl der untersuchten Thiere auf 100 zurückführt. Thatsächlich wurden bei jedem einzelnen der zahlreichen Versuche nur 6—8 Thiere in den grossen Kasten gebracht und dann nach bestimmter Zeit zugesehen, in welchem Behälter sie wieder gefunden wurden.

2) der blinde Frosch verkriecht sich ebenfalls, wenn er einen Zufluchtsort aufsucht, mit grösserer Vorliebe in den dunklen und den rothen Kasten.

Die zuletzt genannte Thatsache ist ungemein merkwürdig und auffallend und weist in Verbindung mit noch anderen diesbezüglichen Beobachtungen darauf hin, dass der blinde Frosch noch irgendwie einer Empfindung für quantitative wie qualitative Lichtveränderung fähig ist. Zu wiederholten Malen fiel es mir auf, dass ich blinde Frösche, die ich gesondert in einzelnen Gläsern auf dem Arbeitstisch mit nach dem Fenster gewendeten Rücken aufgestellt hatte, im Verlauf einiger Zeit mit dem Kopf gegen die Lichtquelle zu wieder antraf. Durch welchen Mechanismus diese Empfindung noch eingeht, wage ich nicht zu entscheiden. Einige Momente sprechen für die Haut mit ihrem Pigmentreichthum.

Bei Romanes[1]) finde ich eine Ansicht Preyer's entwickelt, die vielleicht mit zur Erklärung beigezogen werden kann. Preyer stellte nämlich eine Theorie auf, nach welcher der Farbensinn einen speciellen und hochentwickelten Grad des Temperatursinns, d. h. eines Hautsinnes, darstellt; daher drängt sich ihm die Vermuthung auf, dass der Farbensinn aus dem Temperatursinn entstanden sei, eine Vermuthung, der Romanes beipflichtet.

Wäre es nicht möglich, daran zu denken, dass diese Differenzirung bei den niedrigen Thieren noch nicht stattgefunden hat, d. h. die Farben- und Lichtempfindung noch mit durch die Haut eingehe?

Eine Veränderung der Färbung der Haut, welche ich als Folge der Operation und nicht der veränderten Belichtung und Erwärmung auffasse, fand ich häufig bei den geblendeten Thieren; besonders auffallend war mir ein Exemplar, das ich als schwarzen Frosch in mein Protokollheft eingetragen hatte und das ich am Tage nach der Operation (Durchschneidung der Optici) nicht wieder erkannt hätte, hätte es nicht im numerirten Glase gesessen — es war vollkommen graugrün geworden. Die Farbenveränderung wird auch von Steiner[1]) erwähnt und was besonders interessant erscheint, nach einer Gehirnoperation (Abtragung der Sehhügel), die sowohl nach seinen Angaben als auch nach denen Blaschko's[2]) Blindheit hervorruft.

1) Romanes, Die geistige Entwicklung im Thierreich. Leipzig 1885.

2) Steiner, Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig 1885.

3) Blaschko, Das Sehcentrum bei Fröschen. Inaug.-Diss. Berlin 1880.

Bekannt sind ja die Versuche Brücke's[1]), Kruckenberg's[2]) und Keller's[3]), die nach verschiedenen Nervenreizungen und Durchschneidungen Veränderungen in der Pigmentirung des Chamäleons und anderer Reptilien und Amphibien fanden. Ihre Angaben widersprachen sich zum Theil, namentlich über den Effect einseitiger oder totaler Blendung; jedoch geht aus denselben der Zusammenhang des Nervensystems mit den Vorgängen in den Chromatophoren hervor. Dass auch das Licht als solches die Pigmentirungsverhältnisse beeinflusst, beweisen die Arbeiten von Biedermann[4]), Fischl[5]) und Flemming[6]), aber alle diese Beobachtungen können nicht die uns jetzt interessirende Frage entscheiden, ob das Licht beim blinden Thiere irgendwie durch Vermittelung der Chromatophoren die Bewegungen des Thieres beeinflussen kann oder, um mich der gewöhnlichen Ausdrucksweise zu bedienen, ob das Thier mit Hülfe seiner Haut Lichtunterschiede empfindet.

Ich selbst konnte für den Pfotenreflex keinen bestimmten Unterschied bei verschiedener Farbenreizung herausfinden. Manchmal dünkte es mich zwar, dass der blaue Schirm dann noch wirksam war, wenn der rothe keine Reaction mehr auslöste; doch kann ich die diesbezüglichen Untersuchungen noch nicht für abgeschlossen erachten.

Am Schlusse will ich noch einem Einwande begegnen, den ich mir selbst gemacht hatte und der sehr nahe liegt und gewiss auch von anderer Seite erhoben werden würde.

Man könnte vermuthen, dass der Frosch, der ja auf die geringste Erschütterung — man möchte ihn fast mit einem Seismographen vergleichen — reagirt, jene geschilderte Reaction vom Auge aus auf

---

1) E. Brücke, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschr. d. k. Akademie. Wien 1852.

2) Kruckenberg, Ueber den Mechanismus des Farbenwechsels bei Chamäleon vulg. Vergl. physiolog. Studien III. 1880.

3) R. Keller, Ueber den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger Reptilien. Pflüger's Arch. Bd. 61.

4) W. Biedermann, Ueber den Farbenwechsel der Frösche. Pflüger's Arch. Bd. 52. 1892.

5) Fischl, Ueber Beeinflussung und Entwicklung des Pigmentes. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 47.

6) Flemming, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Pigmentirung der Salamanderlarve. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 48.

Grund eines tactilen Reizes durch den Luftzug bei Bewegung des Schirmes macht. Gegen diese Vermuthung ist Folgendes anzuführen:

1. Der blinde Frosch zeigt die Reaction nicht, obwohl er, wie später bewiesen wird, eine gesteigerte Erregbarkeit besitzt.

2. Schnelles Bewegen bleibt wirkungslos, obwohl es einen stärkeren Luftzug erzeugen muss.

3. Mässiges Anblasen bleibt ebenfalls wirkungslos.

4. Und schliesslich als Hauptbeweis: Der Frosch zeigt genau die nämliche Reaction, wenn man ihn unter eine Glasglocke setzt und den Schirm vor seinen Augen bewegt.

3. Versuchsanordnung.

Ein ganz besonderes Interesse bot die Combinirung des tactilen Reizes mit dem optischen. Die Untersuchung führte uns gerade auf jenes Gebiet, das am Anfange dieser Abhandlung besonders betont wurde, auf die Wechselwirkung zweier verschiedener Reize auf den Bewegungsapparat. Zahlreich sind die Untersuchungen, welche mit der Wechselwirkung zweier gleichartiger tactiler Reize sich beschäftigen. Zum Verständniss unserer Untersuchungen seien einige erwähnt.

Goltz[1]) fand, dass durch einen starken sensiblen Reiz ein zweiter, schwächerer seine Wirksamkeit einbüsst; der Quakreflex wurde durch die starke Umschnürung einer Pfote aufgehoben, der Klopfversuch, der Umklammerungsreflex, schliesslich auch die rhythmischen Contractionen des Sphinkter ani[2]) wurden durch einen zweiten sensiblen Reiz vermindert oder versagten ganz; alle diese Versuche dienten als Beweis seiner Anschauung: dass ein jeder Reiz, der einbricht in ein Centrum, das bereits in Erregung versetzt ist oder in solche versetzt werden soll, die centrale Thätigkeit beeinträchtigt und dass desshalb, je isolirter das Centrum ist, desto freier und ungehemmter es sich entwickeln kann. Lewisson[3]) bestätigt die Versuche von Goltz; indem er starke Reize auf die

1) Goltz (l. c.).

2) Goltz, Ueber die Functionen des Lendenmarks bei Hunden. Pflüger's Archiv Bd. 8.

3) Lewisson, Ueber Hemmung der Thätigkeit der motorischen Nervencentren durch Reizung sensibler Nerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. von du Bois-Reymond 1869.

Extremitäten und die Haut des Frosches applicirte, fand er, dass die Erregbarkeit für andere Reize verloren ging.

Andere Autoren wie Setschenow, Schiff, Herzen, v. Bötticher, Nothnagel, Freusberg, Schlösser hatten experimentell ebenfalls gesehen, wie ein sensibler Reiz störend auf die Entfaltung eines zweiten einwirkt, nur über das Zustandekommen jener Erscheinung, die sie Hemmung nannten, gingen ihre Meinungen auseinander. Im Gegensatz zu Goltz und seinen Schülern, die den Vorgang der Hemmung auf eine Zustandsveränderung der motorischen Rückenmarkscentra selbst zurückführten, sollten nach Ansicht der übrigen Autoren durch den zweiten Reiz bald besondere Hemmungscentra im Mittelhirn oder Rückenmark zur Thätigkeit angeregt werden, oder sollte eine Erschöpfung sich einstellen, oder es sollten schliesslich die ursprünglichen Bewegungen durch die combinirte Thätigkeit antagonistischer Muskelgruppen wirkungslos gemacht werden.

Zu ganz anderen Resultaten war wieder eine andere Gruppe von Autoren gekommen. Sie hatten neben den Hemmungen noch Verstärkungen ursprünglicher Thätigkeit beim Einbrechen eines neuen Reizes wahrgenommen. v. Bezold und Uspensky[1]) sahen, wie nach Reizung hinterer Wurzeln oder der Haut die Erregbarkeit in den vorderen Wurzeln sich steigerte. Zu den nämlichen Resultaten sind Oddi und Belmondo[2]) gekommen, welche die widersprechenden Versuche Cyon's[3]) und Guttmann's[4]) nachprüften.

Unsern Versuchen nähern sich mehr die Beobachtungen von Bubnoff und Heidenhain[5]). Reizten sie die Hirnrinde eines Hundes nur so schwach, dass keine Muskelzuckung erfolgte, so trat

1) v. Bezold und Uspensky, Ueber den Einfluss der hinteren Rückenmarkswurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen. Centralbl. f. d. med. Wissenschaft 1867.

2) Oddi und Belmondo, Intorno all influenza delle radici spinali posteriori sull eccitabilità delle anteriori. Rivista Sperimentale di Frenatria vol. 16 Fasc. 3. 1890.

3) E. v. Cyon, Ueber den Einfluss der hinteren Wurzeln auf die Erregbarkeit der vorderen. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Berlin 1867.

4) P. Guttmann, Zur Lehre von dem Einfluss der hinteren Rückenmarkswurzeln auf die Erregbarkeit des vorderen. Ebendort.

5) Bubnoff und Heidenhain, Ueber Erregungs- und Hemmungsvorgänge innerhalb der motorischen Hirncentren. Pflüger's Arch. Bd. 26. 1881.

eine solche in einer Pfote ein, wenn dieselbe durch einen leichten tactilen Reiz erregt worden war, ebenso konnten Reizungen anderer Hautpartien eine bereits bestehende Bewegung verstärken. Beide Autoren, wie auch nach ihnen Luchsinger[1]), hatten bereits daneben die Erscheinungen der Hemmung beobachtet und kamen zu dem Schlusse: „Erregung wie Hemmung sind Functionen der thätigen Ganglienzelle; eine Reizung wird jedes Mal diejenigen Vorgänge in höherem Grade verstärken, welche im Augenblick weniger entwickelt sind, in der ruhenden Ganglienzelle die der Erregung, in der thätigen, die der Hemmung zu Grunde liegenden Prozesse."

Nach Freusberg[2]) summiren sich die Wirkungen mehrerer Reizursachen, wenn diese für sich dasselbe Centrum erregen würden, während solche Reize die Wirkung des betreffenden Centrums unterdrücken, welche für sich allein andere Centren in Erregung setzen. Hiermit wird also gesagt, dass bald Hemmung, bald Verstärkung als Wechselwirkung zweier Reize eintreten kann, je nachdem sie an und für sich auf das gleiche Centrum oder auf verschiedene wirken würden. Dieser Ansicht begegnen wir in der Literatur häufig. Brown-Séquard[3]) hat sich dahin geäussert, jeder Reiz, wo er auch immer den Organismus treffen möge, verändert das bestehende dynamische Gleichgewicht des Centralnervensystems und wird bald eine Steigerung, bald eine Verminderung der Erregbarkeit zur Folge haben. Dieser Anschauung huldigt vorzüglich die italienische Schule; die Arbeiten Oddi's und seiner Schüler Manelli[4]), Polimanti[5]) gipfeln in den Worten: „ovunque hanno luogo atti riflessi ivi puo anche manifestarsi per stimolazione del tratto afferente un aumento di eccitabilità od anche un completo arresto di funzionalità nel tratto efferente" (Oddi, l'Inibizione, Torino 1898, p. 96).

Anschliessend an die Versuche Bubnoff's und Heidenhain's

---

1) Luchsinger, Ueber Erregung und Hemmung. Pflüger's Archiv Bd. 27. 1882.

2) A. Freusberg, Ueber die Erregung und Hemmung der Thätigkeit der nervösen Centralorgane. Pflüger's Arch. Bd. 10.

3) Brown-Sequard, Archiv de Physiologie normale et pathologique 1879.

4) Manelli, Sopra alcuni fatti di inibizione riflessa osservati sui nervi peripherici. Rivista Speriment. di Frenatria vol. 22 Fasc. 1. 1896.

5) Ode Polimanti, Influenza, che le radici spinali posteriori esercitano sulla eccitabilità delle anteriori. R. Accademia Medica di Roma, Anno XXII 1895—1896.

reizte Exner[1]) eine Pfote einmal von ihrem „Rindenort“ und nach kurzer Zwischenzeit von der Peripherie aus. Die Ergebnisse, zu denen er kam, waren denen der anderen Autoren analog, nur dass er den Begriff der „Bahnung“ in den Vordergrund schob. Mit dem Worte Bahnung will er jenen Zustand im Centralnervensystem bezeichnen, der den Ablauf einer zweiten Erregung auf der nämlichen Bahn erleichtert d. h. in ihrer Wirkung verstärkt. Bahnend wirkt nach seinen weiteren Untersuchungen jeder peripherische Reiz für einen zweiten; auch die vorausgegangene Reizung des Nervus acusticus, und so kommt er zu dem Schluss[2]): „Die mitgetheilten Erfahrungen über Bahnung zeigen, dass sich eine Zusammengehörigkeit der verschiedenen Antheile des Centralnervensystems nachweisen lässt. Denn die Reizung der linken Vorderpfote, der linken oder der rechten Hinterpfote, der Grosshirnrinde oder des Nervus acusticus, alle bewirken Bahnung in jenen Centraltheilen, welche bei einer Reflexzuckung der rechten Vorderpfote in Action treten“.

Bei Exner finden wir zum ersten Mal die Wirkung zweier verschiedenartiger Reize in den Kreis der Beobachtung gezogen. In ausführlicher Weise beobachtete Urbantschitsch[3]) die Wechselbeziehung verschiedener Sinnesorgane aufeinander am Menschen. Als Resumé seiner zahlreichen Publicationen lässt sich sagen: Reizung (sei es pathologische, sei es künstliche) eines Sinnesorganes wirkt modificirend auf die Thätigkeit der übrigen, indem dieselben dadurch bald zu grösserer, bald zu geringerer Leistung befähigt werden. Von Interesse für unseren speciellen Fall ist die Arbeit, die den Titel führt: Ueber die vom Gehörorgane auf den motorischen Apparat des Auges stattfindende Reflexeinwirkung[4]). In dieser Arbeit konnte er durch eine akustische Erregung einen motorischen Apparat zu

1) S. Exner, Zur Kenntniss der Wechselwirkung der Erregung im Centralnervensystem. Pflüger's Arch. Bd. 28. 1882.

2) Exner, l. c. S. 504.

3) Urbantschitsch, Ueber den Einfluss einer Sinneserregung auf die übrigen Sinnesempfindungen. Pflüger's Arch. Bd. 42. — Urbantschitsch, Ueber den Einfluss von Trigeminusreizen auf den Tast- und Temperatursinn der Gesichtshaut. Ebendort. — Urbantschitsch, Einfluss schwacher Schalleinwirkungen auf die akustische Empfindungsschwelle. Centralbl. f. Physiologie 1892. — Urbantschitsch, Ueber Wechselbeziehungen zwischen beiden Gehörorganen. Ebendort 1893.

4) Centralblatt f. Physiologie Bd. 10. 1896.

reflectorischer Thätigkeit anregen, wie es uns gelang, durch einen optischen Reiz ebenfalls Reflexbewegung hervorzurufen.

Die Wechselwirkung, die ich von zwei verschiedenen Sinnesorganen aus auf den motorischen Apparat beobachtete, ergibt die folgende Versuchsreihe.

Die Reize, von denen oben (S. 14 und 19) die Rede war, welche ich bei den früheren Versuchen einzeln auf die Froschpfote einwirken liess, wurden jetzt combinirt und zwar so, dass beide Reize gleichzeitig oder durch kurze Intervalle von einander getrennt, das Thier trafen.

3. Versuchsreihe.

Zuerst wurde jeder Reiz einzeln geprüft, dann beide zusammen. — Sch. bedeutet Reizung mit dem Pappschirm. In Betreff der übrigen Angaben sei auf die früheren Tabellen verwiesen.

XIV. Normaler kleiner Frosch.

Art des Reizes	Stellung auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern.	
0,5	3,8—4,0	2	
Sch.	3,8—4,4	6	
0,5 + Sch.	3,8—5,2	12	
0,5	kleine Zuckung		
Sch.	—	—	(Schirm allein gibt also keine Reaction.)
0,5 + Sch.	3,6—5,4	18	
0,2	—	—	
Sch.	—	—	
0,2 + Sch.	3,8—4,6	8	

XVII. Mittelgrosser Frosch nach partieller Exstirpation des Grosshirnes[1]).

In den folgenden Tabellen bedeuten die beiden Striche, welche auf der Linie des Sch. (Schirmreizung) sich finden, dass der Schirm so lange bewegt wurde, bis keine sichtbare Reaction mehr von Seiten des Thieres erfolgte.

1) Die Operation verfolgte den Zweck, das Grosshirn unter völliger Verschonung der Optici zu entfernen. Zu diesem Behufe sollte vom Rachen aus die Exstirpation erfolgen. Nach dieser Methode können nur $^2/_3$ des Grosshirns entfernt werden. Ein so operirtes Thier zeigt sehr starke Lebhaftigkeit bei bedeutender Steigerung der Reflexerregbarkeit.

Art des Reizes	Stellung auf der Scala in Centimetern.	Bewegung in Millimetern.
0,2	—	3
Sch.	—	—
0,2 + Sch.	5—8,2	32
0,2	—	3
Sch.	—	—
0,2 + Sch.	5—9,5	45

Die Reizung wurde 3 Mal mit ähnlichem Resultate wiederholt.

XX. Grosser Frosch.

Der Schirm wurde in diesem Versuche sehr weit (1—1,5 m) hinter und über dem Thiere bewegt, so dass er zwar keine sichtbare Reaction mehr auslösen konnte, aber natürlich noch im Bereich des Gesichtsfeldes des Frosches war.

0,2	—	3
Sch.	—	—
0,2 + Sch.	2—7	50
0,2	—	3
Sch.	—	—
0,2 + Sch.	2—6,5	45

Oefters mit gleichem Resultat wiederholt.

XXI. Grosser Frosch normal.

0,2	—	2
Sch.	—	—
0,2 + Sch.	2,8—9	62
0,2	—	—
Sch.	—	—
0,2 + Sch.	2,4—3,2	4

XXVIII. Frosch von Versuch XX.

0,2	kleine Zuckung	
Sch.	—	—
0,2 + Sch.	—	4
1	—	4
Sch.	—	—
1 + Sch.	2—8	60
2	—	6
Sch.	—	—
2 + Sch.	2—9,5	75

XXXVIa. Frosch von mittlerer Grösse.

0,2	—	—
Sch.	—	—
0,2 + Sch.	4,8—5,2	4
1	—	—
Sch.	—	—
1 + Sch.	5 bis Maximum	über 50

XIV. Kleiner Frosch normal.

In diesem Versuch wurde die Reihenfolge der Reize umgeändert.

Art des Reizes	Stellung auf der Scala in Centimetern	Bewegung in Millimetern
1	—	5
1 + Sch.	maximale Bewegung	
Sch.	—	10
1 + Sch.	3—9	60
Sch.	—	8
1 + Sch.	maximale Bewegung	
0,5	kleine Zuckung	
0,5 + Sch.	—	7
0,5	—	—
Sch.	—	—

XXXVI b. Frosch von mittlerer Grösse.

Versuch zur Demonstration der Ermüdung (resp. Gewöhnung).

0,2	—	—
Sch.	—	—
0,2 + Sch.	4,8 bis Maximum u.	52
0,2 + „	4,8—5,4	6
0,2 + „	4,8—5,4	6
0,2 + „	4,8—5,2	4
0,2 + „	4,8—5	2
0,2 + „	4,8—5	2
0,2 + „	4,8—5	2
0,2 + „	4,8—5	2
1 + „	4,8—9	42

Die Ergebnisse dieser Versuchsanordnung sind:

1. Tactile Reizung und gleichzeitige oder unmittelbar darauf folgende optische Reizung ergeben eine Wirkung, die stärker ist als die des einzelnen Reizes und stärker als die Wirkung der beiden Reize zusammen.

2. Liegt einer von den Reizen unter dem Schwellenwerth der Reactionsbewegung, so kann er die Reaction auslösen durch das Hinzukommen eines zweiten Reizes, der selbst wieder allein unterhalb des Schwellenwerthes liegt (Tab. XX, XXI, XXXVI a).

3. Durch Verstärkung einer der Reize wird die Wirkung beider gleichzeitigen Reize bedeutend erhöht (Tab. XXVIII, XXXVI a, b).

4. Die wiederholte Reizung mit beiden Reizen zugleich zeigt dieselbe Abnahme in ihrer Wirkung, wie sie

bereits für den einzelnen Reiz nachgewiesen wurde (Ermüdung, resp. Gewöhnung [cfr. S. 18 Anm.]). (Tab. XXXVI b.)

Bevor wir das Resultat dieser Versuche in Einklang zu bringen suchen mit den schon geschilderten analogen Befunden anderer Autoren, muss ich noch zwei andere Versuchsanordnungen mittheilen.

Es handelt sich darum, zahlenmässig und experimentell die von anderen Seiten bereits oft aufgestellte Vermuthung, das Auge hemme den Ablauf von Reflexbewegungen, nach meiner Methode zu prüfen. Langendorff[1]) hatte bereits die Frage aufgeworfen, „erhöht denn die Lichtentziehung oder die Blendung die Reflexthätigkeit des ganzen Körpers?“ Frösche, die man im Dunkeln aufbewahrt — so fand er — und unter sorgfältiger Abhaltung allen Lichtes nach der Türk'schen Methode[2]) untersucht, zeigen eine vergrösserte Reflexerregbarkeit. Durch das Auge erhalten die Hemmungscentra ihre tonische Erregung, es ist „die Quelle, welche den Strom der Thätigkeit in ihnen in fortdauerndem Gange erhält“. v. Böttticher[3]), den Ausführungen Goltz's folgend, fand nach Aetzen der Cornea, Zunähen der Augenlider oder Blendung eines Auges eine Steigerung der Erregbarkeit, die wieder von Spode[4]) bestritten wurde.

Meine Versuche beweisen, glaube ich, in einer einwandsfreiern Weise, als es nach der Türk'schen Methode möglich war, den Satz: Blendung oder blosse Lichtentziehung erhöht die Erregbarkeit für mechanische Reize.

Die folgenden Versuche wurden im Dunkelzimmer ausgeführt. Der Frosch sass in der gewohnten Weise auf dem Klotze, den Kopf nach dem weitgeöffneten Fenster gerichtet. Das Fenster konnte beliebig geschlossen und geöffnet werden mit Vermeidung von Erschütterungen, und ohne dass die Bewegungen des Beobachters einen Reiz auf das Auge des Thieres hätten abgeben können. Statt der Glasscheiben trugen die Fensterflügel schwarze Bretter, sodass das Tageslicht absolut ausgeschlossen und der Raum nur vom Licht

1) Langendorff (l. c.). — Langendorff, Ueber Reflexhemmung. Du Bois-Reymond's Arch. 1877.

2) Nach dieser Methode wird mit Hülfe des Metronoms die Zeit gemessen, welche vergeht, bis der Frosch auf einen chemischen Reiz reagirt. Pflüger's Arch. Bd. 10. 1875.

3) v. Bötticher, Ueber Reflexhemmung, Sammlung physiologischer Abhandlungen. Herausgeg. v. W. Preyer. 3. Heft. Jena 1878.

4) Spode, Ueber optische Reflexhemmung. Du Bois-Reymond's Archiv 1879.

einer abgeblendeten kleinen Gasflamme beleuchtet wurde, die den Schatten der Pfote projicirte. Schon bevor man mechanisch reizte, konnte man sich im Dunkeln von der Steigerung der Erregbarkeit überzeugen. Oeffnen und Schliessen von Thüren im Institute, Schritte auf dem Corridore genügten, um grössere oder kleinere Zuckungen auszulösen. Ich will bei dieser Gelegenheit erwähnen, dass es Herrn Professor Ewald und mir vollkommen unmöglich war, durch irgend welche Schallerzeugung die geringste Zuckung der Pfote auszulösen. Liess man in unmittelbarer Nähe des Thieres einen anderen Frosch quaken, so konnte auch auf diese Weise keine Spur einer Reaction constatirt werden. Ich gebe die Versuchsreihen wieder.

4. Versuchsreihe.

Gewicht in g	Abgelesene Bewegung im Hellen in cm	in mm	im Dunkeln in cm	in mm	Bemerkungen.
		XXXIX. Grosser Frosch. normal.			
0,2	4,2—4,4	2	—	—	
0,5	4,2—4,4	2	—	—	
1	4,2—4,6	4	—	—	
1,5	4,2—4,6	4	—	—	
2	4,2—5	8	—	—	
3	4,2—5	8	—	—	
4	4,2—5,2	10	—	—	
5	4,6—6,4	18			
0,2	—	—	4,8—7,2	24	
0,5	—	—	4—6	20	
1	—	—	5,4—7,4	20	
1,5	—	—	5,4—7,2	18	
2	—	—	5,4—8,6	32	
3	—	—	5,4—9,5	41	
4	—	—	5,2—9,5	43	
5	—	—	5,2 bis Maxim.	über 48	3 Mal dasselbe bei 5 g
3	5,4—6,2	8	—	—	
3	—	—	5,4—9	36	
3	—	—	5,6—8,2	26	
3	—	—	5,6—9	34	
3	5,8—8,2	24	—	—	
5	5,8—8,2	24	—	—	
3	5,8—7,2	14		—	
3	5,6—7,8	22	—	—	
3	5,6—7,4	18	—	—	
3	—	—	4,8—9,5	47	
3	—	—	5,2—8,8	36	
3	5,8—6,8	10	—	—	

1) Die Angaben entsprechen denen in den übrigen Tabellen. Wurde im Hellen gereizt, so finden sich die Zahlen in der betreffenden Rubrik, während in der Rubrik „im Dunkeln“ lange Striche sich finden — und umgekehrt.

Gewicht in g	Abgelesene Bewegung im Hellen in cm	Abgelesene Bewegung im Hellen in mm	Abgelesene Bewegung im Dunkeln in cm	Abgelesene Bewegung im Dunkeln in cm	Bemerkungen
XXXIX. Grosser Frosch, normal (Fortsetzung).					
3	5,4—7,2	18	—	—	
3	—	—	4,8—9,2	44	
3	—	—	4,4—9	46	
3	—	—	5—9	40	
3	5,1—6,6	15	—	—	
3	5,2—7,2	20	—	—	
3	—	—	4,8—9	42	
3	—	—	5—8,8	38	
3	5,2—6,8	16	—	—	
3	5,2—7	18	—	—	Langsames Sinkenlassen der Pfote im Dunkeln.
3	5,2—6,2	10	—	—	
3	—	—	4,8—7,4	26	
3	—	—	4,9—6,6	17	
3	—	—	5—8,8	38	Nach kleiner Pause.
XL. Grosser Frosch, normal. 23. Januar.					
0,2	—	—	—	—	
0,5	—	2	—	—	
1	—	2—4	—	—	
1	—	2—4	—	—	
1	—	2—4	—	—	
1	—	—	Maximum		
1	—	—	„		
XLII. Derselbe Frosch wie Versuch XL. 24. Januar.[1])					
0,2	—	—	—	—	
0,5	—	—	—	—	
1	Zuckung		—	—	
1,5	0,8—1,6	8	—	—	
2	Zuckung		—	—	
3	0,8—1,6	8	—	—	
4	0,8—1,8	10	—	—	
5	0,8—2	12	—	—	
5	—	—	2,4 bis Maxim.	über 76	
0,5	—	—	2,4—3	6	
1	—	—	2,6—4,2	16	
1,5	—	—	1,8—3,2	14	In der Dunkelheit ruckweise erfolgende langsame Bewegung.
2	—	—	1,8—5	32	
3	—	—	3—7	40	In der Dunkelheit ruckweise erfolgende langsame Bewegung.
4	—	—	2,8—5	22	
5	—	—	2,4—8	56	Schnelle Bewegung.
	Pause 1 Minute.				
3	2,8—3,2	4	—	—	Mit demselben Erfolg 5 Mal gereizt.
3	—	—	2,8—5	22	

1) Man beachte, wie im Dunkeln eine stärkere tonische Contraction der Muskeln besteht, daran zu erkennen, dass sich der Schatten auf der Scala höher einstellt.

XLIII. Grosser Frosch. 24. Januar.

Gewicht in g	Abgelesene Bewegung im Hellen in cm	im Hellen in mm	im Dunkeln in cm	im Dunkeln in mm	Bemerkungen
0,2	Zuckung				
0,5	„				
1,2	„				
1,5	„				
2	„				
3	„				
4	„				
5	3,8—7,2	34			
5			4—8,8	48	
4			3—9	60	
0,2			4,6—5	4	
0,5			4,0—5	10	
1			4—6	20	
1,5			4—5,8	18	
2			4—5,4	14	
3			4—5,6	16	
4			3,0—8,8	58	
5			4,2—8,2	40	
5			4—8	40	
0,2	Zuckung				
0,5					
1					
1,5		4			
2		4			
3		4			
4		4			
4			3 bis Maxim.	über 70	
4			3 bis Maxim.	über 70	
0,2			3,8—4,2	4	
0,5			3,8—7,2	34	
1			3,8—10	62	
2			3,8—10	62	Tonische langsame Contractionen im Dunkeln im Gegensatz zu den schnellenden im Hellen.
2	3,8—10	62			
2	3,8—4,2	4			
2	3,8—7	32			
2	4—4,6	6			
		Pause.			
2	4—6,2	22			
2	4,2—5	8			
2	4,2—7	28			
		Pause.			
2	4,2—4,4	2			
2	4,4—6,6	20			
2	4,2— —	—			
2	4,2—5	8			
2			4,4—10	56	
2			4,6—9,5	49	
2			4,7—10	53	
2			4,7—8	33	
2			4,7—9,4	47	
		Pause.			

Gewicht in g	Abgelesene Bewegung im Hellen in cm	im Hellen in mm	im Dunkeln in cm	im Dunkeln in mm	Bemerkungen
	XLIII. Grosser Frosch. 24. Januar. (Fortsetzung.)				
2	—	—	4,8—7,2	24	
2	—	—	3,9—10	61	
2	—	—	4,2—8	38	
2	4,2—4,6	2	—	—	
2	4,4—5,4	10	—	—	
		Pause.			
2	—	—	3,6—9,5	59	
2	—	—	3,8—9,2	54	
2	3,8—4,4	6	—	—	
3	3,8—4,6	8	—	—	
4	3,8—4,6	8	—	—	
5	3,9—8	41	—	—	
2	—	—	3,9—9,4	55	
3	—	—	3,9—7,2	33	
4	—	—	3,9—7	31	
5	—	—	3,9—8,6	47	
5	—	—	3,9—7,2	33	
5	3,9—5,4	15	—	—	
5	3,9—5,2	13	—	—	
2	4,2—5	8	—	—	
2	4—4,4	4	—	—	
2	—	—	4—10	60	
2	—	—	4—95	55	
2	4—7,2	32	—	—	
2	4—5	10			
2	4—4,8	8	—		
2	4,2—4,4	2	—	—	
2	—	—	4—10	60	
2	—	—	4—10	60	
0,2	—	—	—	—	
0,5	—	—	—	—	
1	2,9—3	1	—	—	
0,2	—	—	2,9—3,2	3	
0,5			2,9—3,2	3	
1	—	—	2,9 bis Maxim.	über 71	
	XLVI. Kleiner Frosch wie Versuch XLV. 26. Januar.				
2	4—5,2	12	—	—	
2	4,8—5,2	4	—	—	
2	—	—	5 bis Maxim.	über 50	
2	4,8—5,4	6	—	—	
2	3,6—3,8	2	—	—	
2	—	—	4—10	60	

Die gefundenen Zahlen sprechen eine so beredte Sprache, dass nur noch wenige Bemerkungen dazu nothwendig erscheinen:

1. Die Bewegungen im Dunkeln u. s. w. waren durch ihren trägen Charakter und durch ihren Tonus gekennzeichnet.

Gewicht in g	Abgelesene Bewegung im Hellen in cm	in mm	im Dunkeln in cm	in mm	Bemerkungen

Fortsetzung des Versuches XXXIX.

Zwischen jeder einzelnen Reizung wurde 1 Minute Pause eingehalten.

3	—	—	5—7,8	28	
3	—	—	5,2—8	28	
3	—	—	5,2—8,8	36	
3	—	—	5,4—9,5	41	
3	—	—	5,2=8,8	36	
3	5,2—6,9	17	—	—	
3	5,2—6,9	17	—	—	
3	5,2—7,2	20	—	—	
3	5,2—7	18	—	—	
3	—	—	5,2—8	28	
3	—	—	5,2—8,6	34	
3	—	—	5,4—8,8	34	
3	5,2—6,9	17	—	—	
3	5,2—7	18	—	—	
3	—	—	5,2—9	38	
	Die Pause wird weggelassen.				
3	—	—	5,2—8	28	
3	—	—	5,2—8,6	34	
3	—	—	5,4—7,4	20	
	Pause.				
3	—	—	5,4—8,8	34	
3	5,4—7,7	23	—	—	
3	5,4—6,6	12	—	—	
3	5,4—6	6	—	—	
	Pause.				
3	5,4—6,8	14	—	—	

2. Oft war zu bemerken, dass erschütterungsloses Oeffnen und Schliessen an und für sich Zuckungen hervorrief.

3. Die Beleuchtung und Verdunkelung mit Zuhülfenahme von künstlichem Licht waren erfolglos. Es trat auch keine Veränderung der Erregbarkeit ein, wenn man eine künstliche Lichtquelle unmittelbar an das Kopfende des Thieres brachte.

4. Das Nachlassen in der Intensität der Reaction (Ermüdung resp. Gewöhnung) scheint im Dunkeln langsamer vor sich zu gehen als im Hellen.

Die **5. Versuchsreihe** beschäftigt sich mit den geblendeten Thieren. Die Blendung geschah vermittelst Durchschneidung der Optici an der Schädelbasis. Das Thier wurde auf dem Rücken mittelst eines Froschkreuzes befestigt. Das Maul wird weit aufgesperrt und mittelst feiner Häkchen, die in den Ober- und Unterkiefer eingehakt werden

und an Fäden befestigt sind, offen gehalten. Mit einem Scheerenschnitt wurde die Rachenschleimhaut in der Medianlinie gespalten; durch Auswärtsdrehung der Bulbi werden die Optici angespannt, auf ein kleines Häkchen gebracht und mit einem feinen Messer durchschnitten. Gewöhnlich folgt dem Schnitte eine Blutung, die schnell wieder sistirt. — Ich untersuchte die Frösche oft vor der Operation, kurz nach derselben (d. h. als Minimum mussten 4 Stunden verstrichen sein) und auch einige Tage später.

Zur Operation wurden nur solche Thiere gewählt, die einigermaassen constante Zahlen bei den verschiedenen Prüfungen zeigten. In den meisten Fällen fand ich kurz nach der Operation eine Steigerung der Erregbarkeit, die weiter fortbestand. Ein einziges von acht untersuchten Thieren war vor und nach der Operation gleich träge; es hatte bei der Operation viel Blut verloren; ein zweiter Frosch zeigte unmittelbar nach der Operation eine Steigerung der Erregbarkeit, die aber bald wieder auf dasselbe niedrige Niveau wie vor derselben herabsank. Beide Individuen waren auch gegen elektrische Reize unempfindlicher als die anderen, wovon ich mich durch besondere Versuche überzeugt habe.

Bevor ich die Tabelle mittheile, will ich noch einen Umstand erwähnen, der zwar die Beweiskraft meiner Untersuchung in keiner Weise beeinträchtigt, aber doch nicht unbeachtet bleiben soll. In einigen Fällen nämlich glaube ich bei der Prüfung acht bis zehn Tage nach der Operation eine Abnahme der anfangs stark erhöhten Erregbarkeit wahrgenommen zu haben. Ich führe diese übrigens nicht constante Erscheinung auf die ungünstigen Bedingungen der Gefangenschaft zurück, da ich schon wiederholt die Erfahrung gemacht hatte, dass ein Frosch, der längere Zeit in einem Glase im geheizten Zimmer sitzt, an Erregbarkeit einbüsst.

Ich theile die Untersuchungen an drei von den acht untersuchten Thieren mit. (Siehe Tabelle S. 39.)

Als Resultat geht also aus der 3., 4. und 5. Versuchsanordnung hervor: Das ruhende Auge vermindert die Thätigkeit eines bestimmten motorischen Centrums, d. h. vermindert seine Erregbarkeit; Reizung, das ist das thätige Auge, dagegen erhöht die Thätigkeit desselben Centrums d. h. erhöht seine Erregbarkeit. Der scheinbare Widerspruch löst sich, wenn man bedenkt, dass wir es einmal mit einer tonischen Erregung vielleicht durch Wirkung des

5. Versuchsreihe.

Gewicht in g	Abgelesene Bewegungen						Bemerkungen.
	vor der Blendung			nach der Blendung			
	am 29. Jan.	am 30. Jan.	am 31. Jan. 10h	am 31. Jan. 5h N.	am 3. Febr.	am 5. Febr.	
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	
0,2	kleine Zuckung	kleine Zuckung	kleine Zuckung	3,4—4,2	2,6—2,8	kleine Zuckung	Am 31. Jan. 1h operirt.
0,5	4,8—5	„ „	„ „	3,4—9	2,4 bis Maxim.	2,6—3,2	
1	4,8—7	„ „	„ „	3,4—10	2,6 „ „	2,6—8,2	Die Bewegungen des blinden Frosches tragen auch hier den tonischen Contractionscharakter wie bereits bei der 4. Versuchsreihe bemerkt wurde.
2	4—6	1,4—4	2—3	3,6 bis Maxim.	2,2—10	2,3—8,2	
3	3,8—7	1,4—2	1,2—7	3,6 „ „	2—10	2,3—8	
4	3,6—7	2,2—3	2,4—5,6	3,6 „ „	2—10	2,2 bis Maxim.	
5	3,6—8	1,2—4,6	1,6—7	3,6 „ „	2—10	2,2 „ „	
	am 29. Jan.	am 30. Jan.	am 31. Jan. 9h	am 1. Febr. 5h	am 2. Febr.	am 5. Febr.	
0,2	2,9—3,1	2,9—3,1	—	2	5,2—5,4	4,6 bis Maxim.	Am 1. Febr. 1h 20′ operirt.
0,5	2,9—3,2	2,9—3,1	kleine Zuckung	4—4,6	4,4—9	4,8—6,4	
1	2,8—3,2	2,9—3,2	„ „	3,8—8	4,1—8,9	4,2 bis Maxim.	
1,5	2,6—3,4	2,9—3,2	1,7—2	3,1—5,2	4,2—9,5	2,6 „ „	
2	2,6—4	4—7	1,6—2,8	3,4—4,2	2,8 bis Maxim.	Maximum	
3	2,6—4,6	3—9	1,6—2,2	3—9	3,4 „ „	„	
4	2,6—5	4,2—9	1,6—2,8	3,4—9,5	3,8 „ „	„	
5	2,6—5,2	4,2—9	1,6—9	3,1 bis Maxim.	3,8 „ „	„	
	am 12. Jan.	am 29. Jan.	am 30. Jan. 9h	am 30. Jan. 5h N.	am 1. Febr.	am 3. Febr.	
0,2	1	kleine Zuckung	—	2 bis Maxim.	—	kleine Zuckung	Am 30. Jan. 1h operirt.
0,5	2	2	4,4—4,6	kleine Zuckung	kleine Zuckung	4,6 bis Maxim.	
1	4	4,6—4,9	4,4—4,6	„ „	3,8—4,6	4,4 „ „	
1,5	4,8—5,2	4,6—5	4,2—4,6	3—3,4	4—6	4,2 „ „	
2	4,8—7	4,6—5,3	4,2—5,4	3 bis Maxim.	4 bis Maxim.	4,2 „ „	
3	4,8—9	4,5—6	4,2—5,4	2 „ „	4,6—9	4,2 „ „	
4	4,8—9,6	4,5—6,6	4,3—7,4	2 „ „	4,6—10	4,2 „ „	
5	4,8 bis Maxim.	4,4—7	4—7	2 „ „	4,4 bis Maxim.	4,2 „ „	

Lichtes, also mit einem Erregtsein, das andere Mal mit einem Erregtwerden zu thun haben; ersteres erzeugt einen gleichmässigen unveränderten Zustand, also einen Zustand relativer Ruhe in den betroffenen Bahnen und Centren, letzteres ein plötzliches Geschehen, Entwicklung und Verschwinden von Kräften, einen Zustand der Bewegung.

Erscheinungen, den von mir für das Auge gefundenen analog, sind für sensible Nerven bekannt. Es seien statt vieler nur zwei Beispiele erwähnt. Freusberg (l. c.) schildert einen Versuch, bei dem einem decapitirten Frosche die eine Pfote in angesäuertes Wasser gehängt, die andere gequetscht wurde. Der so behandelte Frosch zog seine Pfote nicht aus dem Wasser, solange der Reiz der durch das Quetschen der Pfote ausgelöst wurde, anhielt, sobald aber dieser aufhörte und wenn dieser wieder einsetzte, stellte sich eine Bewegung der durch die Säure gereizten Pfote ein.

Von einem anderen Versuche, den auch Freusberg beschreibt, hatte ich des öfteren Gelegenheit, mich im Institute des Herrn Professor Goltz zu überzeugen. Durchschneidet man einem Hunde das Cervicalmark und hält ihn danach frei in der Luft, so dass die Hinterbeine herabhängen, so sieht man, wie diese rhythmisch angezogen und wieder gestreckt werden. Bekanntlich führt diese Bewegung der Hinterbeine den Namen Pendelbewegung. Hält man eine Pfote fest, so hören die Bewegungen auch in der anderen Pfote auf, drückt man eine Pfote stärker, so werden beide Pfoten mit grosser Energie in Bewegung gesetzt. Aus meinem Befunde und den Beispielen geht hervor, wie durch ein und dieselbe Bahn die Ursachen bald zu einer Verminderung, bald zu einer Steigerung einer Bewegung eingehen können. Durch welchen feineren Mechanismus aber diese Verschiedenheit bedingt ist, das entzieht sich einstweilen noch unserer Einsicht.

Fassen wir die Schlüsse zusammen, welche die Gesammtheit unserer Versuche uns gestattet, so ergeben sich etwa folgende Sätze:

1. Durch gewisse Anordnungen, welche die Lagerung oder Haltung des Thieres betreffen, ist es möglich, ein bestimmtes motorisches Centrum für peripherische Reize besonders empfänglich zu machen;

2. Allein vom Auge aus, ohne Hinzutreten eines zweiten Reizes, kann ein empfänglich gemachtes motorisches Centrum des Rückenmarkes zu reflectorischer Thätigkeit angeregt werden (Versuchsreihe 3);

3. Die Reizung des Auges durch mehr oder weniger plötzliche Veränderungen im Gesichtsfelde verstärkt bedeutend die Thätigkeit eines motorischen Centrums, das gleichzeitig auch von einem tactilen Reiz angesprochen wird. (Versuchsreihe 3.)

4. Sind die Augen dagegen unversehrt und werden sie nicht durch besondere wechselnde Reize getroffen, sondern befinden sie sich nur unter der Einwirkung von gleich bleibenden diffusem Lichte, etwa wie in der Norm, so vermindern sie die Thätigkeit eines motorischen Centrums, das gleichzeitig auch durch einen tactilen Reiz erregt wird. (Versuchsreihe 4 und 5.)

5. Die Wechselwirkung eines optischen mit einem mechanischen Reize ist analog der zweier tactiler Reize.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.